

SIGNIFICATION DE LA COLORATION DES FRUITS EN FONCTION DE LA VISION DES VERTÉBRÉS CONSOMMATEURS

Howard M. COOPER *, Pierre CHARLES-DOMINIQUE * et Françoise VIENOT **

*Laboratoire d'Ecologie générale du Museum et ECOTROP (CNRS), 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

**Laboratoire de Physique appliquée du Muséum, 43 rue Cuvier, 75321 PARIS cedex.

SUMMARY

The color of fruits was studied by reflectance photometry in over 42 species from a tropical forest in French Guyana. Two classes of fruits were distinguished. *Cryptically* colored fruits show reflectance spectra which are similar to the background (leaves, trunk or forest) and/or similar to immature fruits. Most fruits do not undergo any color change during maturation. Fruits which are *contrasting* colored show reflectance spectra which differ from that of the background. Most of these fruits change color at maturity. Immature fruits are mainly cryptic, but some already display bright contrasting colors. Contrast can be increased in several ways, for example, by other non-edible colored parts of the plant (bract, peduncle, or stems) or by successive color changes during development.

Observations on the consumption of food plants showed that cryptically colored fruits are eaten mainly by nocturnal vertebrates (especially bats), whereas colored fruits are eaten mainly by diurnal birds and primates. Comparison of reflectance spectra of different fruits and the visual discrimination capacities of vertebrates suggest that fruit color characteristics can increase (or decrease) their potential visibility, and thus favorise consumption and dispersion of seeds by certain animals. The results are discussed in terms of mutual selective influences between fruit color and vertebrate color vision, and other possible environmental effects.

INTRODUCTION

Les fruits représentent une importante ressource alimentaire pour de nombreux groupes de vertébrés de la forêt tropicale: chauves-souris (VAN DER PUL, 1957; CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume), oiseaux (SNOW, 1971), primates (HLADIK et HLADIK, 1967; MITTERMEIER et ROOSMALEN, 1981), rongeurs (SMYTHE, 1970). Certaines espèces trouvent la quasi-totalité des éléments nutritifs dont elles ont besoin à partir des fruits (frugivores spécialisés), tandis que pour d'autres, les fruits ne constituent qu'un complément à leur régime alimentaire (frugivores opportunistes, McKEY, 1975). Par ailleurs, l'animal consommateur peut avoir un impact variable sur les végétaux producteurs de fruits: négatif lorsque les graines sont détruites ou le potentiel de germination réduit, positif lorsque les graines sont disséminées ou le potentiel de germination amélioré. En conséquence, les fruits présentent des caractéristiques adaptatives morphologiques, chimiques, phénologiques, etc. qui favorisent leur consommation par certains disséminateurs et limitent la destruction des graines.

Quel que soit le type d'inter-relations entre la plante et l'animal, la consommation d'un fruit nécessite d'abord la détection d'un signal d'origine végétal. A distance, ces signaux sont soit visuels, soit odorants. En ce qui concerne la vision, la couleur d'un fruit constitue l'un des paramètres visuels prépondérants.

L'hypothèse que la couleur facilite le repérage du fruit — et donc la dissémination des graines — a déjà été proposée par des naturalistes comme MAYAUD (1928), CORNER (1949), VAN DER PUL (1969) et SNOW (1971). Cependant, ces observations se limitent le plus souvent à une simple description subjective des couleurs: «bleu», «orange», «rouge», etc. Les fruits qui ont une couleur verte à maturité n'ont en outre suscité que peu d'intérêt. Bien que ces études posent le problème du rôle joué par la couleur en tant que stimulus visuel, un certain nombre de points d'ordre méthodologique et conceptuel n'ont pas été suffisamment abordés.

En effet, une première difficulté réside dans la définition même de la couleur et son effet sur le système visuel des vertébrés consommateurs. Puisqu'il existe des différences importantes entre les capacités visuelles des animaux, la perception qu'ils auront des fruits sera également différente. Ceci se traduit par le fait que la même couleur peut être perçue différemment par deux espèces ou que deux couleurs différentes peuvent produire la même sensation chez un individu. En outre, un mélange de deux couleurs spectrales peut paraître identique à une autre couleur pure (GOURAS et ZRENNER, 1981).

Cette variabilité perceptuelle s'explique d'une part par les types de pigments présents dans les photorécepteurs, et d'autre part par le fait que le fonctionnement du système visuel dépend des différences de contraste. Ce contraste peut être uniquement lumineux pour une rétine à bâtonnets ou/et chromatique pour une rétine à cônes. Le fond qui fournit le contraste nécessaire peut influencer notre perception de l'objet, perception qui peut aussi être modifiée par les conditions d'éclairage.

Il s'ensuit que la première étape vers la compréhension des caractéristiques visuelles d'un fruit commence par la définition de sa courbe de réflexion spectrale, et de celle du fond contre lequel le fruit doit être discriminé. Ces données, quantifiées physiologiquement, permettent ensuite une comparaison avec les données psycho-physiologiques et physiologiques de la vision. A l'exception des travaux de SNODDERLY (1979), peu d'études ont abordé le problème dans ce sens.

Un autre aspect dont il faut tenir compte est la situation du problème au niveau de la communauté écologique. Par sa position spatiale, un fruit est potentiellement accessible et visible pour plusieurs espèces de consommateurs. Par exemple, si l'on considère l'hypothèse selon laquelle la couleur améliore la probabilité de détection par certains vertébrés, il faut également envisager l'inverse: cette probabilité est-elle diminuée pour d'autres? De même, la couleur d'un fruit ne constitue qu'une caractéristique parmi un ensemble d'adaptations de la plante, soumise à des pressions sélectives biologiques et physiques.

Se pose également le problème de l'échantillonnage. La couleur des fruits peut être étudiée en fonction de tous les fruits consommés par une seule espèce de vertébré considérée, ou bien en fonction de tous les frugivores qui interviennent dans la consommation d'une ou de quelques espèces de fruits. Dans le premier cas, il est difficile de généraliser, par manque d'une connaissance suffisante de la proportion de couleurs de l'ensemble des fruits disponibles, et dans l'autre cas, il est également difficile d'apprécier le degré de variabilité d'associations entre fruits et disséminateurs.

Notre étude tente, par un équilibre entre ces deux approches, d'expliquer la signification de la coloration des fruits comme stimulus visuel pour les vertébrés consommateurs. Nous présentons ici une première étude sur l'analyse de la réflexion spectrale des fruits, principalement de forêt secondaire. La consommation et la dissémination de certains fruits sont présentées ailleurs (CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume). Nous allons d'abord envisager la relation entre la couleur d'un fruit et sa courbe de réflexion, puis entre celle-ci et les capacités visuelles des consommateurs, et enfin l'influence d'autres paramètres visuels de la plante et de l'environnement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons de fruits ont été cueillis le jour du départ sur le site d'étude près de Sinnamary, Guyane (Piste de St Elie) et rapportés au frais dans une glacière (missions de 1981 et 1982). Les mesures

photométriques ont été effectuées 24 à 48 heures après la cueillette avant que la couleur des fruits n'ait pu se modifier. Pour la plupart des échantillons, les feuilles ont également été mesurées. Plus de 42 espèces de fruits ont été examinées et dans le cas des fruits comportant plusieurs couleurs, chaque zone différente a été analysée.

Les mesures de réflexion spectrale ont été faites avec un photomètre (SPECTRA PRITCHARD) au Laboratoire de Physique appliquée du Muséum. Le principe de mesure était le suivant : à partir d'une source de lumière située à l'extrémité d'un banc optique, un faisceau est dirigé sur l'échantillon, placé à l'autre extrémité du banc. La source de lumière était une ampoule au tungstène halogène de 100 W sous tension stabilisée. Le photomètre, visant l'échantillon, est orienté selon un angle de 45° par rapport à l'axe du banc. Un morceau de carbonate de magnésium peut être mis à la place de l'échantillon, pour constituer le blanc de référence. Le système optique du photomètre permettait de focaliser des mesures dans un angle réduit (2', 6' ou 20') qui, dans les conditions de l'expérience, correspondait à un diamètre de 1,66 mm, 5,0 mm ou 16,0 mm. Afin d'obtenir des mesures comparables, les échantillons et le blanc de référence ont été placés à la même distance de la source à l'aide d'un faisceau laser.

Quatorze filtres interférentiels permettaient d'analyser la réflectance dans des bandes étroites du spectre visible entre 400 et 700 nm. La réflectance¹ d'une surface est définie comme le pourcentage de lumière réfléchi par une surface donnée (dans ce cas, l'échantillon) par rapport à une surface de référence. La luminance du blanc de référence a été vérifiée environ toutes les cinq mesures afin de contrôler les variations éventuelles de la source de lumière.

La réflectance d'une surface peut être le résultat de plusieurs composantes. Selon l'angle d'illumination, la lumière est réfléchi de façon différente : la *réflexion spéculaire* est le reflet blanc non sélectif de toutes les longueurs d'onde comparables à un effet de miroir (SNODDERLY, 1978); par contre, la lumière qui pénètre à travers la surface est modifiée par des pigments qui en absorbent une partie et en réfléchissent une autre. Cette *réflexion diffuse* est responsable de la couleur que nous observons (WRIGHT, 1969; SNODDERLY, 1979). En pratique, ces deux composantes (réflexion spéculaire, réflexion diffuse) ne peuvent pas être complètement séparées. C'est pourquoi nous avons toujours pris nos mesures en dehors de la zone de réflexion spéculaire.

D'autres phénomènes naturels peuvent aussi contribuer à la perception d'une couleur comme par exemple les interférences (certaines plumes d'oiseaux, ailes de papillon, etc.) mais elles ne semblent pas jouer un rôle dans le cas des fruits. Cependant, la nature de la surface du fruit (présence de poils, aspérités, etc.) peut, dans une certaine mesure, modifier la couleur (SNODDERLY, 1979).

RÉSULTATS

Nous avons essayé d'établir une classification du fruit selon la couleur en tenant compte de plusieurs paramètres. Ces paramètres sont essentiellement la couleur du fruit par rapport au fond, et la modification de sa couleur au cours de la maturation. Le «fond» constitué par l'environnement proche du fruit peut être, selon le cas, défini comme : feuillage, tronc, tige, pédoncule ou bractée, d'autres fruits immatures ou matures, ou bien le fond lumineux de la forêt en général. La morphologie et la phénologie de la plante interviennent donc comme des facteurs importants. Deux catégories de fruits sont ainsi nettement différenciées :

— *Fruits de coloration cryptique*. La courbe de réflectance des fruits à maturité diffère peu ou pas de celle du fond. En général, pas de changement de couleur au cours de la maturation.

— *Fruits de coloration contrastée*. La courbe de réflectance spectrale des fruits matures est différente de celle du fond. En général, cela implique un changement de couleur au cours de la maturation.

Ces définitions sont basées en particulier sur les caractéristiques des fruits à maturité au moment de leur consommation. Nous allons présenter des exemples de fruits de chaque catégorie. Nous verrons que, malgré

¹ Le terme «réflectance» est utilisé dans le même sens que SNODDERLY (1979).

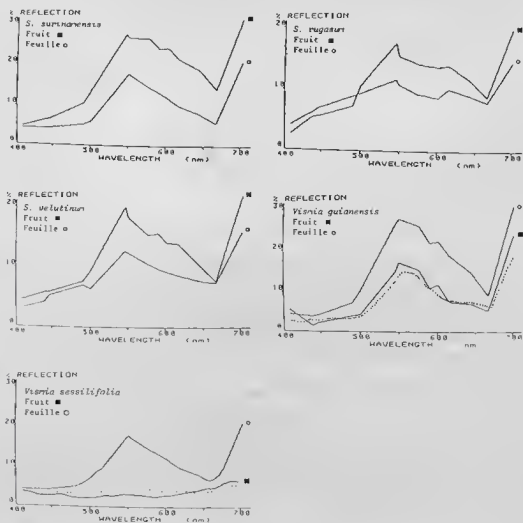
une coloration *a priori* différente de celle du fond, certains fruits sont néanmoins cryptiques. Par ailleurs, bien que les fruits immatures soient pour la plupart cryptiques, certains possèdent déjà une couleur très différente de celle du fond.

Fruits de coloration cryptique

Nous avons observé trois types de fruits de coloration cryptique qui sont distingués soit par leur coloration par rapport au feuillage et/ou aux autres fruits immatures, soit seulement par rapport aux autres fruits immatures.

Les figures 1 et 2 montrent quelques exemples de fruits de coloration cryptique définis par rapport au feuillage et aux fruits immatures (*Solanum surinamensis*, *S. velutinum*, *S. rugosum* (Solanaceae), *Vismia guianensis* (Ipericaceae); voir aussi *C. obtusa*, Fig. 2). Une comparaison de la réflectance spectrale des fruits et des feuilles montre que dans tous les cas les courbes sont semblables. Ces fruits sont, à maturité, de couleur verte, plus ou moins saturée. Les courbes montrent un pic de réflectance autour de 550 nm. Il y a un minimum

Fig. 1.— Courbe de réflectance de quelques fruits cryptiques. Les fruits de couleur verte montrent la même courbe de réflectance que les feuilles (*Solanum surinamensis*, *S. rugosum*, *S. velutinum*, *Vismia guianensis*). Chez *Vismia sessilifolia*, bien que la courbe de réflectance du fruit diffère de celle des feuilles, les fruits matures et immatures sont de la même couleur, marron (pointillé: courbe des fruits immatures).

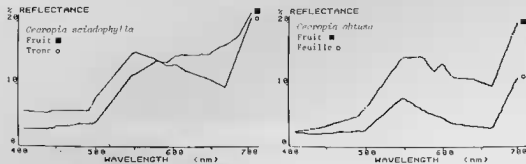


caractéristique autour de 670 nm suivi par une remontée après cette valeur. Ce minimum correspond au pic d'absorption de certaines chlorophylles (SELIGER et McELROY, 1965), ce qui laisse penser que ce pigment serait responsable, au moins en partie, de la courbe de réflectance. Dans certains cas, les feuilles reflètent plus de lumière que les fruits (*S. surinamensis*) ou l'inverse (*V. guianensis*). Il n'y a en outre, chez ces espèces, aucune modification de la couleur au cours de la maturation: la courbe de réflectance des fruits immatures est identique à celle des fruits matures (voir *V. guianensis*). L'effet cryptique est d'ailleurs accentué par rapport au fond lumineux de la forêt. Les mesures spectrales que nous avons effectuées sur le plan horizontal dans le milieu où se trouvent ces espèces montrent le même pic de réflexion dans le vert autour de 550 nm suivi par une absorption dans le rouge à 670 nm.

Une autre espèce du genre *Vismia*, *V. sessilifolia* (Fig. 2) montre un type de coloration cryptique tout à fait différent. Chez cette espèce, la courbe de réflectance des fruits est différente de celle des feuilles (Fig. 1). Cependant, les fruits immatures et matures montrent la même coloration (violacé marron pour l'observateur humain). Dans ce cas, c'est uniquement l'impossibilité d'une discrimination spectrale entre fruits immatures et matures qui, selon notre définition, rend le fruit cryptique.

Un fruit peut conserver le caractère cryptique malgré une variation de la couleur entre fruits immatures et matures. Dans le genre *Piper* (Piperaceae), nous avons observé deux espèces dont l'une, *Piper sp. 1*, subit cependant des modifications de la couleur au cours de la maturation. Chez cette espèce lianescente, plusieurs infrutescences à différents stades de maturation, insérées au niveau d'une feuille, sont dressées verticalement sur une tige horizontale. Au cours de la maturation, les infrutescences grandissent et changent de couleur: de vert clair au stade immature à vert-olive à maturité (Fig. 3). De nouvelles infrutescences apparaissent au fur et à mesure de la croissance sur la partie distale de la tige, ce qui crée ainsi une gradation de la couleur de l'extrémité vers la base. Les feuilles subissent les mêmes modifications de couleur, ce qui fait que chaque infrutescence reste cryptique par rapport à sa feuille correspondante. A distance, cet effet cryptique est accentué par le fait que les feuilles et infrutescences immatures vert clair sont situées en périphérie, en pleine lumière, tandis que les plus foncées se trouvent vers l'intérieur, dans un environnement lumineux plus sombre, ceci selon une gradation.

FIG. 2. — Deux espèces de *Cecropia*, l'une cryptique, l'autre contrastée: chez *C. obtusa*, les fruits et les feuilles vertes montrent la même courbe de réflectance; les fruits de *C. sciadophylla*, de couleur orange, montrent une différence de contraste chromatique avec le tronc vert. Cette dernière espèce ne change pas de couleur au cours du développement, mais subit un gonflement de la partie comestible à maturité.



Fruits de coloration contrastée

La plupart des fruits de coloration contrastée changent de couleur au cours de la maturation. Cette modification peut s'effectuer à travers un ou plusieurs stades spectraux successifs. Dans certains cas, les fruits immatures montrent déjà une coloration contrastée. D'autres structures non comestibles de la plante, elle-même colorée, peuvent augmenter l'effet de contraste.

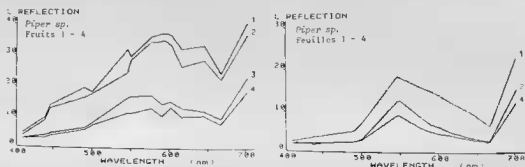
Les fruits colorés sont présentés ensemble selon leurs caractéristiques spectrales pour illustrer l'évolution de

la couleur perçue par rapport à la courbe de réflectance.

La figure 4 montre quelques exemples de fruits rouges. Les courbes de réflectance sont caractérisées par de faibles valeurs jusqu'à environ 600 nm, puis la réflectance augmente de façon plus ou moins importante. Le degré de saturation et l'aspect rougeâtre varient selon le début et l'angle de la pente de la courbe. Par exemple, *Passiflora* aff. *miseria*, *Psychotria* sp. (au stade immature) sont d'un rouge très intense, tandis que *Solanum stramonifolium* est d'un rouge orangé. Cette espèce de *Solanum* ainsi que *S. argenteum* sont, sur notre lieu d'étude, les deux seules espèces du genre à développer une coloration contrastée à maturité.

Les fruits de couleur orange montrent une courbe semblable à celle des rouges, mais dont la pente commence déjà à s'accroître autour de 550 nm (Fig. 4). Comme pour les fruits rouges, la transition entre différentes nuances d'orange se fait de manière progressive: par exemple du rouge-orange chez *Geophila* sp. à l'orange vif d'*Astrocarion vulgare*. Chez *Cecropia sciadophylla*, la couleur orange désaturé correspond à une courbe de réflectance plus large et plus plate. Cette espèce ne montre pas de changement de la coloration au cours de la maturation. Sa courbe doit être comparée à celle de l'autre espèce, *Cecropia obtusa*, de couleur vert. cryptique (Fig. 2).

FIG. 3. — Exemple d'un fruit cryptique (*Piper* sp. lianescent) présentant un changement de couleur au cours de la maturation: les infrutescences passent progressivement d'une couleur vert clair au stade immature (1) à vert foncé à maturité (4). Les feuilles insérées au niveau de chaque infrutescence subissent les mêmes modifications de couleur.



La seule espèce de couleur jaune, mesurée au cours de cette étude (*Astrocarion paramaca*, Fig. 4) montre une courbe de réflectance typique de cette couleur. La courbe monte brutalement à partir de 500 nm pour atteindre un pourcentage de réflectance important dans les longueurs d'onde supérieures.

Dans ces transitions entre rouge-orange-jaune, les courbes peuvent être considérées comme des filtres, avec le début de la pente déplacé progressivement vers les courtes longueurs d'onde. La conséquence en est à la fois une modification de la couleur et une augmentation de la luminosité, le jaune étant le plus lumineux.

À l'autre bout du spectre visible, se trouvent les fruits à prédominance bleue. Ces fruits sont assez rares. La courbe de réflectance de *Coccocypselum gulanensis* (Fig. 4) montre que la plus grande partie de la lumière réfléchi se situe dans les courtes longueurs d'onde avec un pic autour de 450 nm. La petite remontée de la courbe après 650 nm ne signifie rien, mais la présence d'un peu de lumière réfléchi vers 500 nm donne à ces fruits une teinte particulièrement vive.

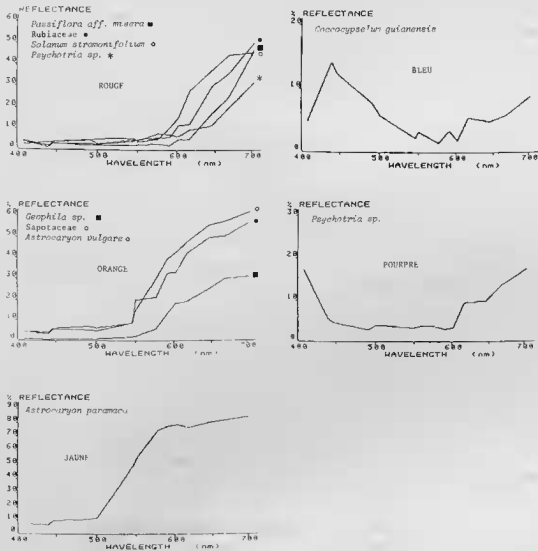
Toutes les courbes présentées ci-dessus peuvent être décrites par une réflectance principale dans une seule partie du spectre. Par contre, les fruits de couleur pourpre sont le résultat d'une réflectance à la fois dans les courtes (violet) et les grandes (rouge) longueurs d'onde. *Psychotria hoffmansii* en montre un exemple (Fig. 4). Le pourpre est complémentaire (additif) au vert et présente donc un très bon contraste spectral.

Les fruits de couleur noire ou blanche constituent un autre groupe de «couleurs» qui offre à la fois une différence spectrale mais surtout lumineuse avec le fond de feuillage. Le noir est le résultat d'une absorption importante de toutes les longueurs d'onde (*Kopsia* sp., *Ouratea* sp.) alors que le blanc (arille de *Protium* sp.) est, au contraire, le résultat d'une réflexion importante de toutes les longueurs d'onde (Fig. 5). La courbe de réflectance du fruit de couleur grise (*Heisteria* sp., non illustré) se situe entre les deux. Les fruits de ces

couleurs possèdent souvent d'autres propriétés morphologiques qui accentuent leur contraste (voir plus loin).

Les fruits de couleur marron montrent, comme les précédents, une courbe de réflectance très large (*Licania sp.*, *Protium sp.*, Fig. 5). Ce sont en fait des rouges, oranges ou verts désaturés et dont la réflectance est relativement réduite. Selon le degré de saturation et d'autres caractéristiques morphologiques, les fruits marron peuvent être soit cryptiques, soit contrastés.

Fig 4. — Les fruits dont la coloration contraste avec celle du feuillage présentent une réflectance dans la partie du spectre autre que le vert. Les courbes de réflectance correspondant aux couleurs jaune, orange et rouge montrent une transition progressive vers les grandes longueurs d'onde. Les fruits bleus, assez rares, montrent une réflectance dans les courtes longueurs d'onde. La couleur pourpre est le résultat d'une réflectance à la fois dans le bleu violet et dans le rouge.



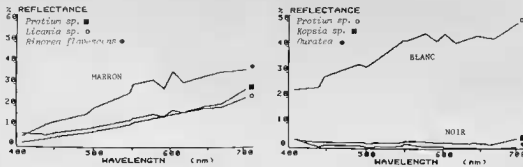
DISCUSSION

Consommation des fruits

Les observations sur la consommation et la dispersion des graines de certains fruits analysés ici ont été présentées ailleurs (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume). Nous ne ferons qu'un bref résumé des quelques tendances qui semblent se dégager des observations en cours.

Les fruits de coloration cryptique sont, pour la plupart, ou bien consommés par des vertébrés disséminateurs nocturnes, et en particulier les chauves-souris, ou alors ne dépendent pas d'un disséminateur animal (autochorie ou anémochorie). Parmi les fruits consommés par les chauves-souris, tous sans exception sont de coloration cryptique. Certains dégagent une odeur particulière à maturité (*Piper spp.*, *Vismia spp.*) qui peut constituer un signal attractif. Il n'est d'ailleurs pas exclu que les chauves-souris frugivores Phyllostomatidae utilisent l'écholocation pour détecter certains fruits mûrs.

FIG 5. — Couleurs de fruits avec une courbe de réflectance très large: alors que les noirs absorbent toute la lumière de façon non sélective, les fruits de couleur blanche réfléchissent toutes les longueurs d'onde. Un fruit de couleur marron correspond en fait à des rouges ou oranges désaturés.



Nos observations sur les fruits caractérisés par un contraste spectral avec l'environnement montrent qu'ils sont consommés principalement par les animaux diurnes: oiseaux, singes et écureuils.

Ces différences dans la sélection du fruit selon la couleur sont particulièrement nettes chez les Solanaceae. Toutes les espèces de coloration cryptique du genre *Solanum* (*S. surinamensis*, *S. rugosum*, *S. asperum*, *S. velutinum*, *S. subinerme*) sont consommées presque exclusivement par les chauves-souris (genres *Carollia*, *Sturnira*). Par contre, sur le même terrain d'étude, les deux espèces qui changent de coloration à maturité, *S. stramonifolium*, orange-rouge et *S. argenteum*, violacée, sont consommées exclusivement par les oiseaux. La même situation existe chez les espèces de *Cecropia*: *C. sciadophylla*, de couleur orange est consommée par les oiseaux tandis que *C. palmata* et *C. obtusa* (verts) sont consommées par les chauves-souris du genre *Artibeus*. Cette dernière espèce de *Cecropia* est d'ailleurs exploitée en partie par les oiseaux (17 % du total) mais seulement après que les chauves-souris aient entamé les infrutescences mûres, ce qui modifie leur morphologie.

Cette distinction entre fruits cryptiques — consommation nocturne, et fruits contrastés — consommation diurne, doit être envisagée seulement d'un point de vue relatif. En effet, certains fruits colorés (Sapotaceae) sont mangés par le Kinkajou nocturne, et un faible pourcentage de la consommation de certains fruits cryptiques est dû aux oiseaux. Les singes incluent régulièrement dans leur régime des fruits à tendance cryptique (*Inga spp.*) et certaines espèces (*Chiropotes*, *Pithecia*) consomment une proportion importante de graines provenant de fruits immatures et dont la coloration est encore cryptique (MITTERMEIER et ROOSMALEN, 1981).

Vision

A cette dichotomie entre fruits cryptiques et fruits colorés correspond la dichotomie entre les capacités du système visuel des vertébrés frugivores nocturnes et celle des frugivores diurnes. Chez les premiers, seules les différences de luminance peuvent être discriminées, tandis que chez les seconds, les différences à la fois spectrales et de luminance interviennent dans la discrimination de l'objet par rapport au fond (TANSLEY, 1965). Cependant, l'efficacité lumineuse de l'œil nocturne à bâtonnets et la discrimination spectrale d'un œil diurne à cônes, varient selon la partie du spectre (Fig. 6).

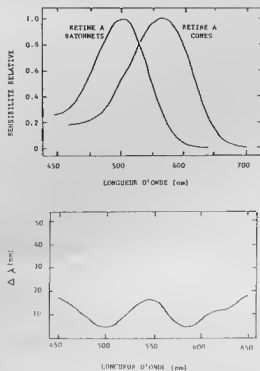
Pour une rétine à bâtonnets, la sensibilité maximale est située à 500 nm. La vision est beaucoup moins efficace dans les courtes longueurs d'onde, et les rouges au-delà de 650 nm n'ont que peu d'effet.

La capacité de discrimination spectrale entre deux longueurs d'onde proches est illustrée pour un Primate (JACOBS *et al.*, 1981). La meilleure discrimination se trouve dans la partie bleu-vert du spectre (490 nm) et dans la partie orange (580 nm). L'efficacité de la discrimination qui diminue aux deux extrémités du spectre est également diminuée dans la région mi-spectrale pour les couleurs vertes (550 nm). Les oiseaux diurnes montrent une courbe de discrimination semblable (HAMILTON et COLEMAN, 1933). La connaissance des caractéristiques visuelles de chaque groupe de vertébrés frugivores permet une meilleure interprétation de la signification des courbes de réflectance des fruits.

L'effet cryptique qui diminue la probabilité de détection par rapport au fond pour un animal diurne est le résultat de plusieurs facteurs. Les courbes de réflectance des fruits mûrs et des feuilles à proximité ne diffèrent que dans les niveaux de luminance (voir *Solanum rugosum* et *Vismia guianensis*, Fig. 1). La qualité

FIG 6. (en haut) — Sensibilité relative d'une rétine à bâtonnets et d'une rétine à cônes en fonction de la longueur d'onde. Le pic de sensibilité d'une rétine à cônes est déplacé vers 550 nm.

(en bas). — Discrimination spectrale typique des oiseaux et primates diurnes. La meilleure discrimination entre deux couleurs proches se fait dans la zone de 490 nm (bleu-vert) et dans celle de 580 nm. Cette discrimination est diminuée pour les couleurs vertes, autour de 550 nm.



chromatique de la couleur est exactement la même. Lorsque le pic de réflexion a une forme légèrement différente pour les fruits ou pour les feuilles (voir *Solanum surinamensis* et *Solanum velutinum*, Fig. 1), ce pic étant situé autour de 550 nm, il se trouve donc dans la région du spectre où les oiseaux et les Primates montrent une discrimination spectrale relativement diminuée. Ce camouflage est en outre accentué par le fond lumineux de la forêt, dont la courbe de réflectance est très semblable. Dans les cas où les courbes de réflectance des fruits immatures sont identiques, une discrimination entre elles, basée uniquement sur des paramètres colorés est d'ailleurs exclue.

Les fruits de coloration contrastée présentent des propriétés inverses. Les fruits et les feuilles peuvent réfléchir la même quantité de lumière, mais dans des parties différentes du spectre. Les fruits de coloration contrastée montrent une réflectance soit dans les courtes longueurs d'onde (bleu), soit dans les longueurs d'onde élevées (jaune, orange, rouge), soit dans les deux (pourpres). Toutes ces couleurs contrastent avec celles des feuilles dont la courbe de réflectance se situe dans le vert. Si ces différences spectrales permettent aux animaux diurnes de repérer les fruits, pour les animaux nocturnes, au contraire, le contraste peut être diminué. Ceci serait le cas par exemple si l'énergie réfléchi par un fruit rouge avait la même efficacité pour la rétine que l'énergie réfléchi par le feuillage vert. Ce point sera examiné plus en détail ailleurs.

Caractéristiques morphologiques et maturation: autres caractéristiques visuelles

D'autres caractéristiques morphologiques de la plante contribuent soit à augmenter le contraste visuel, soit à le diminuer. Pour les fruits de type cryptique, certains de ces aspects ont déjà été discutés. En ce qui concerne les fruits de coloration contrastée, le potentiel de visibilité du stimulus peut être la résultante de plusieurs facteurs:

1) Taille des fruits

L'importance de la taille du fruit a déjà été signalée par SNODDERLY (1979). En effet, un fruit de taille importante est en principe plus visible qu'un fruit de petite taille. Cependant, pour les fruits de petite taille, la formation de grappes composées (*Smilax*, par exemple) peut être un moyen d'augmenter leur visibilité.

2) Modifications morphologiques

Des modifications morphologiques observées chez certaines espèces au cours de la maturation, avec ou sans changement de la couleur, peuvent accentuer le signal visuel du fruit.

a) Un exemple de modification sans changement significatif de la couleur existe chez *Cecropia sciadophylla*, chez qui les infrutescences subissent un gonflement à la maturité. Ce caractère visuel semblerait être utilisé par des oiseaux qui consomment les fruits à ce moment précis. Un changement morphologique peut aussi être provoqué par l'action d'autres consommateurs (*C. obtusa* — CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume).

b) La déhiscence est un autre type de modification morphologique qui agit de plusieurs façons. L'ouverture du fruit à maturité peut faire apparaître brutalement une graine ou un arille chez un fruit qui auparavant était de coloration cryptique. Un contraste peut être établi soit par un effet lumineux (arille blanc chez certains *Prothum*, Burceraceae, ou *Swartzia*, Caesalpinaceae), soit par une différence spectrale (arille rouge chez *Virola spp.*, Myristicaceae). Généralement, les parties comestibles deviennent accessibles après la déhiscence d'une coque dure. Un cas particulier existe chez *Bocoa prouacensis*, Caesalpinaceae, chez qui la graine est suspendue sous la masse du feuillage par un pédoncule pouvant atteindre 1 mètre de long.

3) Polychromie

La polychromie est un moyen très efficace d'augmenter la visibilité du stimulus par association de deux ou plusieurs couleurs. Le contraste spectral peut impliquer une ou plusieurs parties du spectre et peut être la résultante de plusieurs mécanismes.

a) Dans certains cas, la déhiscence d'un fruit déjà coloré expose à l'ouverture d'autres parties colorées. C'est le cas de certaines Burceraceae du genre *Protium*, à coque rouge et arille blanc, *Renealmia* (Zingiberaceae) dont l'extérieur du fruit est rouge et l'intérieur orange avec des graines noires. Enfin, signalons *Pithecellobium spp.* (Mimosaceae) dont la gousse est rouge sur sa partie supérieure, jaunâtre sur sa partie inférieure et qui, à la déhiscence, expose des graines violettes et blanches, sur un fond orange vif.

b) D'autres parties non comestibles de la plante peuvent aussi s'ajouter pour créer un stimulus polychrome, et ainsi attirer l'attention du disséminateur. Chez *Heisteria sp.* (Olacaceae), le fruit gris bleu est entouré par des bractées rouge vif. Au stade immature, les bractées et le fruit sont de coloration verte. Le support des fruits peut également être coloré. Par exemple, *Miconia ceramcarpa* (Melastomaceae) porte des fruits bleutés sur des tiges rouge orange; *Ouratea spp.* (Ochnaceae) a des fruits bleu noir sur un pédoncule rouge. Dans ces cas, les fruits ont un spectre de réflectance qui se situe dans les courtes longueurs d'onde, alors que le support ou les bractées sont situés dans les grandes longueurs d'onde.

c) Les modifications de la couleur subies au cours de la maturation constituent encore un autre moyen de produire un stimulus polychrome. Chez *Desmoncus sp.* (Palmaeae), la maturation du fruit passe par différents stades de couleur. Sur une même grappe portant environ cinquante fruits, on peut en observer certains qui sont immatures (verts), d'autres en cours de maturation (jaunes, oranges) et d'autres enfin qui sont mûrs (rouges). Ce stimulus multicolore est très visible à distance. Les modifications de couleur allant progressivement du jaune au rouge concernent la même partie du spectre.

4) Fruits immatures colorés

Une autre catégorie concerne certaines espèces dont les fruits immatures montrent déjà une coloration contrastée. A maturité, ces fruits prennent une couleur différente qui est souvent le résultat d'un changement total du spectre. En outre, la maturation est étalée dans le temps, de telle sorte que des fruits mûrs et des fruits immatures peuvent être observés ensemble. C'est le cas d'*Heliconia sp.* (Musaceae) chez qui les fruits immatures jaunes se trouvent à côté de fruits mûrs bleu foncé. Chez *Miconia ceramcarpa*, les fruits mûrs sont bleutés et les fruits immatures oranges, tandis que chez *Psychotria sp.* (Rubiaceae), les fruits immatures sont rouges et deviennent pourpres à maturité, par addition d'une composante bleue.

Cette coloration précoce permet un premier repérage à distance, suivi par un choix du fruit mûr à proximité.

Enfin, l'existence chez la plante d'une couleur contrastée des fruits immatures, des tiges ou des bractées, pose un problème particulier. Dans les deux cas, le mécanisme est semblable, c'est-à-dire qu'à la couleur des fruits mûrs se rajoute une couleur supplémentaire. La fonction de cette signalisation spectrale contrastée avant la maturité peut être liée à la localisation à distance d'une source potentielle de nourriture. Ces espèces possèdent d'ailleurs souvent les caractéristiques communes suivantes: présence d'une couleur avant la maturation des fruits, maturation étalée dans le temps, plantes pionnières (HALLE *et al.*, 1978), fruits consommés par des oiseaux. Les exemples les plus frappants existent chez *Heliconia spp.*, *Palicourea spp.* et certains *Miconia*.

Ce principe de signalisation est probablement analogue à celui décrit par STILES (1982) sous le nom de «fruit flags». Dans le cas cité par cet auteur, il s'agit de certaines plantes des régions tempérées dont les feuilles développent en automne une couleur rouge précoce qui, au milieu de la végétation environnante encore verte, signale aux oiseaux migrateurs la présence de fruits.

Influence de l'environnement

Les facteurs sélectifs exercés mutuellement entre la plante et l'animal sont des variables de type dépendant puisqu'une variation chez l'un influence l'autre en retour. En revanche, l'environnement physique est une variable indépendante puisqu'elle n'est pas modifiée par la population biologique sur laquelle elle agit (SMITH,

1975). Bien que la lumière qui provient de la source solaire soit indépendante, la canopée de la forêt agit comme un filtre qui modifie la quantité et la qualité de la lumière disponible dans le sous-bois (COOPER, en prép.). Dans quelle mesure les modifications de ces conditions lumineuses peuvent-elles influencer la perception? Autrement dit, cette influence détermine-t-elle en partie la répartition spatiale des couleurs selon les conditions lumineuses particulières à chaque biotope? Malgré le nombre d'échantillons limité dont nous disposons actuellement, certaines corrélations sont néanmoins suggérées.

Les fruits ayant une composante bleue dans leur spectre de réflectance se trouvent toujours dans des zones à luminosité élevée (découverts, chablis, bord de forêt ou de rivière, etc.). Cette répartition peut être liée au fait que le système de cônes sensibles à la lumière bleue demande, pour fonctionner, beaucoup plus d'énergie lumineuse (environ 100 fois plus) que les cônes «rouges» ou «verts» (ZRENNER et GOURAS, 1981). D'ailleurs, pour l'homme, à faibles niveaux lumineux, les bleus ont tendance à être perçus comme des noirs (SEGUY, 1936).

Les fruits noirs sont également typiques des milieux ensoleillés; ils donnent un effet de contraste causé par la réflectance spéculaire. Ces fruits ont le plus souvent une surface très lisse qui réfléchit la lumière; le reflet obtenu forme une tache blanche brillante qui crée ainsi un contraste lumineux très accentué.

Dans les milieux plus sombres, on peut constater l'inverse: en sous-bois de forêt mature, les fruits de couleur jaune sont assez fréquents. La réflectance importante associée à cette couleur contribue à augmenter leur visibilité dans cet environnement lumineux plus sombre. Il semblerait que ce soit le même phénomène qui se manifeste pour les fruits qui ont un arille blanc visible après déhiscence du fruit.

Les fruits de couleur orange ou rouge sont très communs dans des milieux assez différents. Pour ces fruits, comme pour ceux présentant d'autres couleurs, il est encore prématuré de tirer des conclusions.

Ce problème mérite d'être examiné plus en détail. En effet, l'existence d'une telle répartition sélective en fonction des conditions lumineuses ambiantes particulières viendrait renforcer l'idée d'une évolution mutuelle entre les caractéristiques de pigmentation des fruits et la physiologie de la vision des couleurs chez les vertébrés consommateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARLES-DOMINIQUE (P.) et COOPER (H. M.). — Frugivorie et transport des graines de *Cecropia* par les Chauves-souris en Guyane, (ce volume).
- CORNER (E. J. H.), 1949. — The Durian theory of the origin of the modern tree. *Ann. Bot.*, 13: 367-414.
- GOURAS (P.) et ZRENNER (E.), 1981. — Color vision: A review from a Neurophysiological perspective. In *Progress in sensory physiology* I, H. AUTRUM *et al.*, (eds.), Springer Verlag Berlin, pp. 139-179.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.) et TOMLINSON (P. B.), 1978. — Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, 441 p.
- HAMILTON (W. F.) et COLEMAN (T. B.), 1933. — Trichromatic vision in the pigeon as illustrated by the spectral discrimination curve. *J. Comp. Psychol.*, 15: 183-191.
- HLADIK (C. M.) et HLADIK (A.), 1967. — Observations sur le rôle des primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biol. Gabon.*, 3: 43-58.
- JACOBS (J. H.), BOWMAKER (J. K.) et MOLLON (J. D.), 1981. — Behavioral and microspectrophotometric measurements of color vision in monkeys. *Nature*, 292: 541-543.
- MAVAUD (N.), 1928. — La propagation du gui par les oiseaux. *R.F.O.*, 235:1-8.
- McKEY (D.), 1975. — The ecology of coevolved seed dispersal systems. In *Coevolution of Animals and Plants*, L. E. GILBERT et P. H. RAVEN (eds.), Univ. of Texas Press, Austin, pp. 59-191.
- MITTERMEIER (R. A.) et VAN ROOSMALEN (M. G. M.), 1981. — Preliminary observations on habitat utilization and diet in

- eight Surinam Monkeys. *Folia Primatol.*, 36: 1-39.
- PUL (L. van der), 1957. — The dispersal of plants by bats. *Acta Bot. Neerlandica*, 6: 291-315.
- 1969. — Principles of dispersion in higher plants. Springer Verlag Berlin.
- SEGUY (E.), 1936. — Code universel des couleurs. Lechevalier, Paris.
- SELIGER (H. H.) et McELROY (W. D.), 1965. — Light: Physical and biological action. Academic Press, New York, 388 p.
- SMITH (C. C.), 1975. — The coevolution of plants and seed predators. In *Coevolution of Animals and Plants*, L. E. GILBERT et P. H. RAVEN (eds.), Univ. of Texas Press, Austin, pp. 53-77.
- SMYTHE (N.), 1970. — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Nat.*, 104: 25-35.
- SNOW (D. W.), 1971. — Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- SNODDERLY (D. M.), 1978. — Eggshell removal by the laughing gull (*Larus atricilla*) normative data and visual preference behaviour. *Anim. Behav.*, 26: 487-506.
- 1979. — Visual discriminations encountered in food foraging by a neotropical primate: implications for the evolution of color vision. In *The Behavioral significance of color*, E. H. BURTT (ed.), Garland STPM Press, New York, pp. 239-287.
- STILES (E. W.), 1982. — Fruit flags: two hypothesis. *The American Naturalist*, 120: 500-509.
- TANSLEY (K.), 1965. — *Vision in Vertebrates*, Cox-Wyman, London, 132 pp.
- WRIGHT (W. D.), 1969. — *The measurement of color*. Van Nostrand, New York.
- ZRENNER (E.) et GOURAS (P.), 1981. — Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vis. Res.*, 21: 1605-1609.